动 物 学 研 究 2013，Dec. 34(6): 651−658 CN 53-1040/Q ISSN 0254-5853
Zoological Research DOI:10.11813/j.issn.0254-5853.2013.6.0651

社会关系网络分析在行为生态学中的跨学科应用

张 鹏*

中山大学 人类学系，广东 广州 510275

摘要：社会关系网络分析（social network analysis，SNA）是综合运用图论、数学模型，来研究个体与个体、个体与其所处社会网络、以及一个社会网络与另一社会网络之间关系的研究方法。SNA 不仅仅是一套技术、而是一种关于关系网的方法论。该方法论认为每一个个体都不是独立的，而是通过信息、行为、空间分布、生态因素等连结共生。这让我们以全局视野理解一个动物群体，从两方关系、三方关系、个体与群体间关系、到动态网络模型等角度进行研究，为验证性行为与性选择理论、互惠与合作理论、信息流动与疾病传播理论、个体策略与种群选择理论、界定一个群、预测社会关系网络稳定性等行为生态学领域提供可靠的量化数据，极大地推动了行为生态学的发展。相对于国外的快速发展，SNA 在国内动物学研究中的应用仍十分有限。为此，该文结合作者对川金丝猴的研究结果，介绍了 SNA 的理论背景、概念、测量方法和应用领域，旨在推广 SNA 在我国行为生态学研究中的跨学科应用。

关键词：社会关系网络分析；图论；行为生态学；灵长类；跨学科应用

中图分类号：Q958.1 **文献标志码**：A **文章编号**：0254-5853-(2013)06-0651-15

Social network analysis of animal behavioral ecology: a cross-discipline approach

Peng ZHANG*

Department of Anthropology, *Sun Yat-sen University* , *Guangzhou 510275*, *China*

Abstract: Social network analysis (SNA) is a framework used to study the structure of societies. As an umbrella term that encompasses various tools of graph theory and mathematical models to visualize networks, SNA allows researchers to detect and quantify patterns in social networks. Within SNA, individuals are not independent, but are symbiotic or linked with one another in a network. Given its powerful analytical tools, SNA is capable of addressing a range of animal behaviors, and has accordingly become increasingly popular in behavioral ecology studies examining such notions as mate choice/sexual selection, cooperation, information flow and disease transition, behavioral strategies of individuals, fitness consequences of sociality and network stability. Nevertheless, SNA it relatively underutilized among Chinese behavioral ecologists. This study aims at highlighting the benefits of SNA in studying animal behaviors in order to promote greater utilization of SNA within Chinese studies. By first introducing social network theory and demonstrating how social networks can influence individual and collective behaviors, this paper provide a prospective overview of SNA's general utilization for the study of animal behavioral ecology as well as promising directions in the overall use of SNA.

Keywords: Social network analysis; Graph theory; Behavior ecology; Primate; Cross-discipline application

社会网络分析（social network analysis，SNA）是综合运用图论、数学模型来研究节点（node）与节点、节点与其所处社会网络（social network），以及一个社会网络与另一社会网络之间关系的一种结构分析方法。1954 年，人类学者巴恩斯首次提出了社会网络概念，并将这一概念用于对人类社会的研究（Barnes, 1954）。1998 年，数学家 Watts & Strongatzy 验证了著名的六度分离理论（six degrees of separation）[又叫小世界现象（small world phenomenon）]。指出地球上任何两个陌生人联系

收稿日期：2013-04-23；接受日期：2013-08-20

基金项目：国家自然科学基金（31270442, 31000175）；广东省千百十工程人才培养基金（2013）；深圳市城市管理局科研项目（2012-2016），Resona-Asia-Oceania Foundation, Japan（2012-2013）项目；中山大学人文高等研究院驻院学人计划

*通信作者（corresponding author），E-mail: zhangp99@mail.sysu.edu.cn

作者简介：张鹏（1978−），男，中山大学人类学系副教授，博士生导师，主要从事灵长类行为生态学研究

起来，其中经过的中间人均值为 6 个，也就是说，通过 6 个人你就能够认识任何一个陌生人（Watts & Strogatz, 1998）。近年来，关键词为社会网络的学术出版物快速增长，SNA 被广泛应用于社会学、人类学、行为学、经济学、组织研究、工商管理、公共卫生、信息科学、复杂理论和混沌理论等跨学科领域（reviewed by Knoke & Yang, 2008），并迅速从人文领域扩展到探索生物学、数学和物理学等领域（reviewed by Newman, 2003; Watts, 2003）。SNA 研究深刻地影响了人们对群体、个体及其社会关系的认识。

群体生物学与个体行为策略是行为生态学研究的核心内容之一。大量研究表明社会性动物（包括人类）的交往行为不是随机出现的，而反映了个体和环境相互影响的结果，并由此引起群体水平的变化 [e.g. 意蜂（*Apis mellifera*），Naug, 2008; 孔雀鱼（*Poecilia reticulate*），Morrell et al, 2008; 黄鼠（*Spermophilus colombianus*），Manno, 2008; 非洲象（*Loxodonta africana*），Wittemyer et al, 2005; 宽吻海豚（*Tursiops truncates*），Lusseau, 2003; 日本猴（*Macaca fuscata*），Koyama, 2003; 川金丝猴（*Rhinopiticus roxellana*）, Zhang et al, 2003]。那么，个体如何适应环境？社群结构如何受环境变化、疾病传播、信息传播和个体行为策略等因素的影响？解释这些问题首先需要深入了解研究对象的社会组织和关系网络。然而，传统动物社群组织的研究主要是提供种群数量、群体大小、群体组成、个体行为等信息，通过这些信息间接地反应群内社会关系（Reviewed by Sih et al，2009）。

20 世纪 60 年代以后，行为生态学者意识到社会网络理论在动物行为生态学中的应用价值。Sade（1965）最先使用手绘社会网络图的方法，描述了猕猴理毛行为的社会关系。随后，其他学者也陆续将社会网络理论用于研究动物社会行为，例如理毛行为（Seyfarth, 1976; Mitani, 1986）、接近行为（Fairbanks, 1980; Hanby, 1980; Seyfarth, 1980）、通讯行为（Mitani, 1986; Nakagawa, 1992）、交配行为（Cheney, 1978a）、攻击行为（Pearl & Schulman, 1983; Keverne, 1992）和玩耍行为（Cheney, 1978b; Pearl & Schulman, 1983）。个体间社会关系不仅会受交往双方的影响，还会受群内整体社会网络的影响。例如，猕猴群内最高地位雄性的死亡或消失会导致其他个体间甚至整个群内社会关系的变动（Sueur et al, 2010）。然而，以往手绘方式难以对所有成员间社会关系进行严格的量化分析。

SNA 通过综合运用图论、数学模型来研究个体与个体、个体与其所处社会网络，以及一个社会网络与另一社会网络之间关系（Borgatti et al, 2009）。它不仅可以精确测量和展现社会网络，而且可以从个体、亚群、群体和种群等不同层面来了解动物行为和社会关系，为理解行为与生态环境的相互作用提供可靠的量化数据，极大地推动了行为生态学的发展（Krause et al, 2007; Sih et al, 2009）。近 10 年来，随着社会网络理论的完善和计算机技术的提高，越来越多的学者将 SNA 应用于昆虫、鱼类、鸟类和哺乳类等研究中（表 1）。其中主要研究方向包括探究生态因素对群体社会结构或个体行为的影响（e.g. Croft et al, 2006），群体运动及决策的研究（e.g. Lusseau, 2003; Lusseau & Newman, 2004）和群体、个体特征及其两者关系的研究（e.g. Madden et al, 2009, 2011）。对非人灵长类的相关研究则更加深入，涉及黑猩猩属、狒狒属、狮尾狒属、仰鼻猴属、猕猴属、狐猴属、蛛猴属和松鼠猴属等（表 1），涉及不同相互作用的关系在群体中的分布、中心性特征以及群体结构特征等，也涉及对疾病或寄生虫传播以及社会学习等方面。相对于国外研究的快速发展，SNA 在国内动物学研究中的应用仍十分有限，仅限于对川金丝猴（Zhang et al, 2012）等个别灵长类的研究。为此，本文结合作者对川金丝猴的研究结果，介绍了 SNA 的理论背景、概念、测量方法和应用领域，旨在推广 SNA 技术在我国行为生态学研究中的跨学科应用。

1 什么是 SNA

社会网络是由单独的组成部分（节点）及其间的连结的集合。也可以说，一个社会网络是由多个节点和各节点之间的连线组成的集合。节点是一个关系网络的组成部分，也被称作是顶点（vertex）、点（point）或行动者（actor）。连结（edge）是网络内两个组成部分之间的一个关系（tie）。在动物社会关系网络内，一个节点可以是一个个体、个体组成的亚群体、同物种的群体等单位。关系图中的节点可以附加年龄、性别、体重、等级、物种、捕食者或被捕食者等信息，例如，图 1 中分别用方块和圆圈标示雄性和雌性。节点之间可能维持一种关

表 1　SNA 在动物行为生态学研究中的应用举例

Table 1　Examples of SNA studies in animal behavior ecology

物种 Species	作者 Authors	研究方向 Research area
非灵长类动物 Non-primate animals		
石龙子（*Egernia stokesii*）	Godfrey et al（2009）	社会网络与寄生虫传播
孔雀鱼（*Poecilia reculata*）	Croft et al（2006）	社会交往的相互性,
	Edenbrow et al（2011）	社会网络与生态因素的关系
三刺鱼（*Gasterosteus aculeatus*）	Croft et al（2005）	社会交往模式
长尾侏儒鸟（*Chiroxiphia linearis*）	McDonald（2007）	求偶与社会网络
海豚（*Tursiops truncatus*）	Lusseau（2003）,	社会交往模式
	Lusseau & Newman（2004）	中心个体的决策作用
	Lusseau & Conradt（2009）	中心个体的决策作用
社会性昆虫（Social insects）	Fewell（2003）	取食行为中的聚群
意蜂（*Apis mellifera*）	Naug（2008）	社会关系与个体迁移
黄鼠（*Spermophilus colombianus*）	Bhadra et al（2009）	黄蜂与人类社会比较
	Manno（2008）	社会关系稳定性
刷尾负鼠（*Trichosurus vulpecula*）	Corner et al, 2003	社会网络与疾病传播
非洲水牛（*Syncerus caffer*）	Cross（2004）	社会结构与疾病传播
斑马（*Equus grevyi*）	Sundaresan et al（2007）	社会结构比较
	Fischhoff et al（2009）	繁殖期社会网络
非洲象（*Loxodonta africana*）	Wittemyer et al（2005）	重层社会结构
羊（domestic sheep）	Webb（2005）	社会交往与疾病传播
山羊（*Capra hircus*）	Stanley & Dunbar（2013）	社会结构与生态因素关系
猪（domestic pig）	（Durrell et al（2004）	亲密行为
猫鼬（*Suricata suricatta*）	Madden et al（2009, 2011）	群体结构与个体特征
水獭（*Lontra canadensis*）	Hansen et al（2009）	人工环境中社会关系重建
灵长类（Primates）		
褐狐猴（*Eulemur fulvus*）	Jacobs & Petit（2011）	个体对群体运动的参与
猕猴（*Macaca mulatta*）	Chepko-Sade & Sade（1979）	群体分裂模式
	Chepko-Sade et al（1989）	群分裂前的关系网络
	Sade（1989）	社会网络与中心个体
	McCowan et al（2008）	群体结构的稳定性监测
	Voelkl & Noë（2008）	社会信息传播
	Ciani et al（2012）	玩耍与社会网络
	MacIntosh et al（2012）	疾病传播与社会网络
猕猴（*M. mulatta*）和汤基猕猴（*M. tonkeana*）	Sueur & Petit（2008）	集体行动中的组织性
猕猴（*M. mulatta*）和汤基猕猴（*M. tonkeana*）	Sueur et al（2010）	分裂时的亚群模式
短尾猴（*M. arctoides*）	Dow & de Waal（1989）	亚群社会网络间的互动
豚尾猴（*M. nemestrina*）	Flack et al（2006）	秩序维护与关系网络稳定性
日本猴（*M. fuscata*）	Franz & Nunn（2009）	社会性学习与信息交流
草原狒狒（*Papio cynocephalus*）	Henzi et al（2009）	社会关系网络的稳定性
	Lehmann & Ross（2011）	不同行为社会网络比较
	King & Sueur（2011）	社会关系对取食影响
	Silk et al（2009）	社会关系与个体适合度
川金丝猴（*Rhinopithecus roxellana*）	Zhang et al（2012）	重层社会的社会网络
黑掌蛛猴（*Atteles geoffroyi*）	Ramos-Fernandez et al（2009）	信息交流模式
僧面猴（*Pithecia monachus*）和松鼠猴（*Saimiri sciureus*）	Dufour et al（2011）	迁入新环境的社会关系变化
黑猩猩（*Pan troglodytes*）	Watts（2003）	理毛互惠性
	Clark（2011）	饲养种群管理应用
	Kanngiesser et al（2011）	理毛网络与个体角色
	Schel et al（2013）	群体合并与网络稳定性
人（*Homo sapiens*）	Potterat et al（2002）	疾病传播
	Klovdahl（1985）	疾病传播
	Newman（2003）	社会结构
4 种灵长类	Matsuda et al（2012）	重层社会网络的比较
30 种灵长类	Voelkl & Kasper（2009）	合作行为
30 种灵长类	Kasper & Voelkl（2009）	灵长类社会多样性
多种灵长类	Kudo & Dunbar（2001）	社会网络与大脑新皮质大小

系的连结（例如配偶关系），也可能维持多种关系的连结（如配偶关系和等级关系等）。连结拥有内容（以何种关系的连结）、方向（有向或无向）和强度（弱连结或强连结）3 个特征。弱连结是那些连结次数不太频繁且不亲密的连结，例如非亲缘个体间的梳理关系，强连结则相反。动物间的社会关系可以表现为多种形式，除了个体间关系以外还有不同群之间的相互通讯关系、领地关系等。SNA 就是要对社会网络中行为者之间的关系进行量化。

图论是社会网络分析的基础数学理论之一，社会网络的形式化描述可分为社会关系矩阵（sociomatrix）及社会关系图（sociogram）。社会关系矩阵是数据记录和定量分析的基础。例如，表 2 矩阵表示一个野生川金丝猴群内 57 个成年个体间相互接近的量化关系。共记录到 276 个连结，占 1 596 个所有可能连结的 17.3%，表明猴群内接近行为不是随机分布的，存在某些个体频繁相互靠近，而其他个体极少相互靠近、甚至相互回避的情况。按照图论理论，可以用关系图直观地展示这些社会关系。使用 Ucinet 6.0 制图软件，可以将表 2 的信息转换为关系图。图 1 表明金丝猴群是由 9 个一雄多雌的单元组成，每个单元内的成年个体包括一个雄性和 2~7 个雌性。这是一个加权的关系图（weighted network），线条的粗细表明相互靠近的频繁程度。加权的关系图一般用于标记行为的频率或行为的持续时间，可以用半加权指数（half weight index）作为联署（affiliation）量化的指标，描述了节点之间的关系强度。在研究理毛、攻击等非对称性行为时，一般建议使用加权矩阵，并以正负赋值来表示关系的方向性。在网络图中，可用箭头表示连结方向，用线条粗细表示连结间的强度。收集加权矩阵的信息相对比较复杂，而有时研究问题相对简单，只需要了解两个节点是否出现关系，这样可以采用未加权关系图（unweighted network）。即每两个个体之间要么有关系要么则没有关系。若有关系，则连结赋值为 1；若无关系，则连结赋值为 0。此时存在连结仅仅表明两个节点之间有联系，不说明连结的方向和强度。这种二进制网络分析的方法对于研究连结的存在性比连结的强度更重要的网络来说，是十分有效的，例如 internet 网络等（具体参照综述 Newman，2003）。不过，当图中的节点数量比较多的时候，图形就会变得相当复杂，而难以直观地分析关系结构，此时用关系矩阵会更加明了。

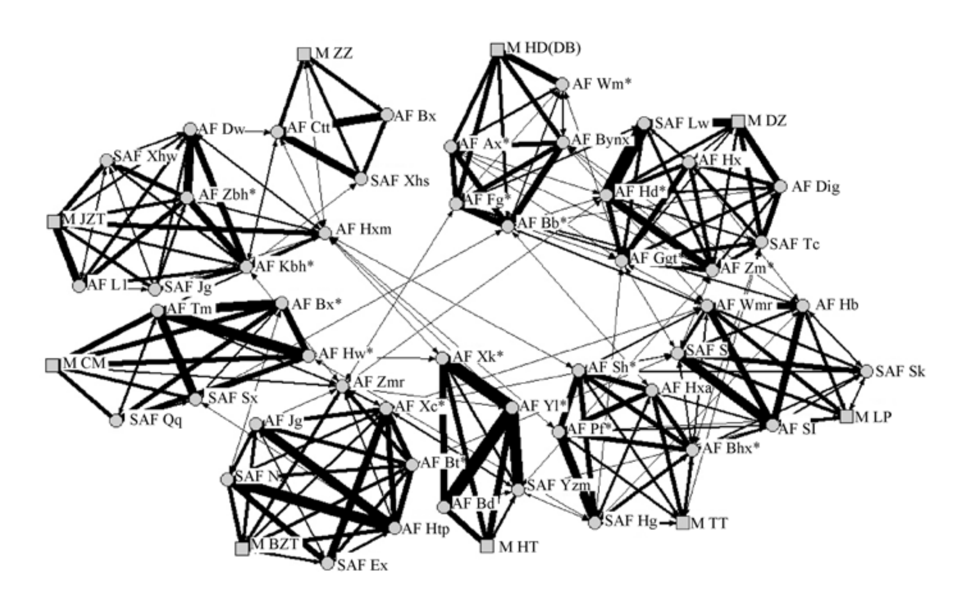


图 1 秦岭川金丝猴群内个体间接近关系的社会网络图

Figure 1 Sociogram illustrating the weighted proximity network of all adult males (open square) and adult and sub-adult females (filled circles) in a band of *Rhinopithecus roxellana* inhabiting the Qinling Mountains, China

采用 Ucinet 6.0（Borgatti et al，2002)制图。图中方块为成年雄性；圆圈为成年雌性；*标记哺乳期个体。线条粗细表示相互靠近的频率。图中只显示个体间相互靠近超过两次的关系，详见 Zhang et al（2012）。

The sociogram is created with Netdraw 6 (Borgatti et al, 2002). For clarity, only the association indices of dyads that we observed inproximity on more than two occasions are presented (Zhang et al, 2012).

表 2 川金丝猴群内的接近关系矩阵

Table 2 A weighted matrix of proximity relationships between individuals in a Sichuan snub-nosed monkey

	HT	Yl	Xk	Bd	Yzm	HD	Fq	Bb	Ax	Bynx	Wm	CM	Hw	Tm	Bx	Qq	Sx	TT	Pf	Sh	Hxa	Bhx	Hg	JZT	Dw	Kbh	Hxm	Zbh	L1	Jg	Xhw	DZ	Hd	Zm	Ggt	Hx	Lw	Dig	Tc	BZT	Htp	Xc	Zmr	Bt	Jg	Ex	Nz	ZZ	Ctt	Bx	Xhs	LP	Sl	Hb	Wmr	Sk	Sb
HT		18	12	14	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Yl	18		34	35	30	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
Xk	12	34		18	6	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Bd	14	35	18		1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Yzm	6	30	6	1		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
HD	0	0	0	0	0		13	8	10	12	16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Fq	0	0	0	0	0	13		16	13	12	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	1	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0
Bb	0	0	0	0	0	8	16		14	16	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0
Ax	0	0	0	0	0	10	13	14		13	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Bynx	0	0	0	0	0	12	12	16	13		2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
Wm	0	0	0	0	0	16	1	2	5	2		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CM	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		13	14	11	10	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hw	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	13		28	19	12	3	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	28		25	5	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
Bx	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11	19	25		12	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Qq	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	12	5	12		2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sx	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	8	3	25	4	2		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
TT	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		6	5	10	7	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pf	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6		17	15	12	25	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2	0	0	0	0
Sh	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	17		15	12	12	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	2	2	1
Hxa	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	15	15		13	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Bhx	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	12	12	13		7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	3	3	2
Hg	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	5	25	12	6	7		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
JZT	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		5	6	13	7	23	7	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Dw	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5		16	4	21	9	5	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Kbh	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	16		7	19	8	10	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	3	1	1	0	0	0	0	0	0
Hxm	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0	13	4	7		3	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Zbh	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	21	19	3		12	5	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
L1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	23	9	8	0	12		2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Jg	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	5	10	1	5	2		3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Xhw	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13	2	5	0	13	3	3		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
DZ	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		7	6	3	4	22	21	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hd	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7		22	11	11	37	4	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Zm	0	0	0	0	1	0	4	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	22		9	9	8	5	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Ggt	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3	11	9		15	8	7	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Hx	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	11	9	15		5	10	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Lw	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	22	37	8	8	5		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Dig	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	21	4	5	7	10	0		14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tc	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13	2	8	9	7	0	14		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
BZT	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		10	6	8	8	7	6	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Htp	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10		15	4	15	24	5	29	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Xc	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	15		3	14	11	21	5	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Zmr	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	8	4	3		11	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Bt	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	15	14	11		9	8	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Jg	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	24	11	1	9		3	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ex	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	5	21	0	8	3		15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Nz	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	29	5	0	7	7	15		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ZZ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		11	11	8	0	0	0	0	0	0
Ctt	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	3	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11		22	22	0	0	0	0	0	0
Bx	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11	22		9	0	0	0	0	0	0
Xhs	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	22	9		0	0	0	0	0	0
LP	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		8	8	10	3	7
Sl	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	1	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8		19	17	2	25
Hb	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	19		17	2	5
Wmr	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	17	17		5	7
Sk	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	2	2	5		13
Sb	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	7	25	5	7	13	

用于社会网络分析的软件有很多，而在动物行为生态学研究中建议使用 SOCPROG（Whitehead, 2009）（http://myweb.dal.ca/hwhitehe/social.htm）、Ucinet（Borgatti et al, 2002）（http://www.analytictech.com/ucinet）或 Pajek（De Nooy et al, 2005）（http://vlado.fmf.uni-lj.si/pub/networks/pajek）等软件。这些软件允许社会关系网络的统计数据计算和关系网络的可视化表达，而且可以下载免费试用版本（主要功能与正式版本差别不大）。本文中的图标制作主要用了 Ucinet 6.0 和 SOCPROG 2.4 这两款软件，其中用 Ucinet 6.0 进行网络图制作，用 SOCPROG 2.4 对网络图进行多维度（multidimensional scaling）、簇分析等方面表达。此外，SOCPROG 允许在加权的关系网络和未加权的关系网络之间相互转换，最多可以容纳大约 1000 个体。在行为矩阵分析方面，尤其需要是比较不同矩阵或不同关系之间的异同时，建议采用 Matman 软件（de Vries et al, 1993; Zhang et al, 2008）（www.noldus.com/animal-behavior-research/products/matman）。

2 用 SNA 怎样分析社会关系

2.1 分析个体在网络中的角色

个体在群内的角色是行为生态研究中的重要信息。研究者们一般会记录焦点个体与群内哪些个体交往，发生了哪些行为，以及各项行为频次、强度等指标。这些指标在 SNA 中被称为节点程度（node degree）和力度（strength）。节点程度是指一个节点与其他临近节点具有连结的数量之和。在一个对称关系网中，可以不计算连结的权重，只表明有关系临近节点的个数。用 Ucinet 6.0 可以计算表 2 对称矩阵中的个体节点程度等指标（表 3）。而在一个不对称关系网络中，就需要区分点入度（in-degree）和点出度（out-degree）。点入度是指一个个体（节点）作为接受者获得连结的数量，点入度高意味着网络中有许多行动者选择与其互动。点出度是指一个个体发出的连结数量，表明该行动者在网络中接触其他个体的能力和倾向。例如，高等级的个体一般会接受更多个体理毛（点入度高），而为其他个体理毛少（点出度低）。在加入连结权重的情况下，节点程度可以扩展为力度，也即一个个体（节点）所有连结的权重总和。在一个加权关系网络内，我们可以把节点程度看作是一个个体的力度。通过测量上述的节点程度和力度我们可以得知一个个体在关系网络中和其周边个体的关系，以及个体在网络中的中心度。

中心度（centrality）是另一个分析个体在网络中角色的指标，可以衡量某个体是否处于网络的中心位置。获得中心位置的个体在网络中拥有最多的连结。其中，中间性中心度（betweenness centrality coefficient）是依据除焦点个体外的所有其他两个个体之间的最短路径，经过该个体的数量得出的中心度。绝对中间性中间度指的是图中该点与其他各点间的短程线距离之和，其计算公式为：

$$C_{\mathrm{AB}i}=\sum_{j}^{n}\sum_{k}^{n}b_{jk}(i)$$

其中 $j\neq k\neq I$，且 $j<k$。相对中间性中间度的计算公式为：

$$C_{RBi}=\frac{2C_{ABi}}{n^2-3n+2}$$

中间性中心度 $C_{\mathrm{RB}i}$ 的取值范围为 0 和 1 之间。若一个节点的中间性中心度为 0，意味着该点对其他个体没有影响力，处于网络的边缘；若一个节点的中间性中心度为 1，则意味着该点对其他个体有完全的影响力，处于网络的核心。该参数反映了个体在网络中的影响力和传染力，对于研究一个个体在信息或疾病的传播过程中所起的作用有着极为重要的作用。例如，如果病原体携带者的中间中心度高，说明该个体与不同其他个体频繁接触，处于整体网络的中心，这样可能导致疾病快速传播，或引发大规模的疾病爆发；而如果携带者的中间性中心度低，那么疾病传播速度较慢或仅在小范围内传播。此外，在一个中间性中心度分布高度不均的关系网络中，高中间性中心度个体的死亡或被人为移除很可能导致整个关系网络分裂为互不联系的几块。由此，Thierry et al（2004）推论在猕猴（*Macaca mulatta*）或日本猴这类等级关系专制种类的关系网络中，高等级个体是社会网络的核心，该个体被移除或死亡，很可能引起分群分裂；而在熊猴（*M. assamensis*）、摩尔猕猴（*M. maura*）这类等级关系平等种类的关系网中，个体中心度分布较为均匀，则不易出现因移除一个关键个体而导致分群现象。Lusseau & Newman（2004）也发现在宽吻海豚（*Tursiops truncatus*）形成分离聚合的社会群，群内成员的中间性中心度差异明显，中心度高的个

表 3 一个金丝猴群内个体的社会网络参数

Table 3 Individual measures of a Sichuan snub-nosed monkey group

Name	Age	Sex	Degree	Strength	Betweenness centrality	Eigenvector centrality	Clustering coefficient
HT	Adult	Male	8	52	1.2	16.4	0.64
HD	Adult	Male	6	61	0.1	12.8	0.21
CM	Adult	Male	6	58	0.1	10	0.39
TT	Adult	Male	8	33	2	13	0.32
JZT	Adult	Male	9	74	0.9	13.4	0.13
DZ	Adult	Male	9	77	0.4	19.6	0.21
BZT	Adult	Male	7	53	0.1	11.7	0.28
ZZ	Adult	Male	4	31	0	6.1	0.45
LP	Adult	Male	6	38	0.1	10	0.33
Yl*	Adult	Female	12	121	2.5	20.2	0.24
Xk*	Adult	Female	9	73	1.4	15.9	0.57
Bd	Adult	Female	7	70	0.7	11.2	0.62
Fq*	Adult	Female	15	67	7	31	0.21
Bb*	Adult	Female	13	64	4	25.3	0.24
Ax*	Adult	Female	10	58	1.7	22.4	0.27
Bynx	Adult	Female	12	59	2	25.4	0.26
Wm*	Adult	Female	6	27	0.1	13.8	0.28
Hw*	Adult	Female	12	79	4.1	19.6	0.34
Tm	Adult	Female	12	102	2.4	20.5	0.23
Bx*	Adult	Female	12	74	5.3	21.7	0.38
Pf*	Adult	Female	13	81	5.6	21	0.21
Sh*	Adult	Female	12	71	3.8	19.7	0.24
Hxa	Adult	Female	7	60	0.4	12.2	0.28
Bhx*	Adult	Female	12	66	2.7	20.7	0.21
Dw	Adult	Female	8	63	0.2	12	0.27
Kbh*	Adult	Female	17	79	7.6	28.7	0.18
Hxm	Adult	Female	13	36	4.5	20.4	0.13
Zbh*	Adult	Female	9	81	0.7	13.8	0.21
L1	Adult	Female	7	55	0.4	11.1	0.26
Hd*	Adult	Female	17	99	9.2	36.3	0.2
Zm*	Adult	Female	15	76	3	31.5	0.23
Ggt*	Adult	Female	15	68	5	30.5	0.22
Hx	Adult	Female	10	61	0.6	22.6	0.25
Dig	Adult	Female	7	59	0	9.8	0.29
Htp	Adult	Female	9	103	1.5	14.5	0.21
Xc*	Adult	Female	16	81	7.9	26.2	0.22
Zmr	Adult	Female	11	33	2.8	22.4	0.17
Bt*	Adult	Female	13	75	4.8	24.4	0.24
Jg	Adult	Female	10	63	2.6	16.6	0.34
Ctt	Adult	Female	10	64	2.9	16.3	0.18
Bx	Adult	Female	8	45	1.6	15.2	0.33
Sl	Adult	Female	10	83	0.9	15.7	0.17
Hb	Adult	Female	9	57	1.2	16.2	0.26
Wmr	Adult	Female	11	67	2.7	20.8	0.2
Yzm	Sub-adult	Female	8	47	1.6	14.3	0.49
Qq	Sub-adult	Female	7	42	0.4	11.1	0.42
Sx	Sub-adult	Female	7	43	0.8	11.5	0.41
Hg	Sub-adult	Female	9	58	1.6	15.6	0.3
Jg	Sub-adult	Female	10	34	2.5	15.6	0.27
Xhw	Sub-adult	Female	6	39	0	8.8	0.27
Lw	Sub-adult	Female	6	54	0.7	17.9	0.24
Tc	Sub-adult	Female	8	54	0.7	17.9	0.24
Ex	Sub-adult	Female	6	59	0	9.8	0.29
Nz	Sub-adult	Female	7	74	0.2	11.7	0.29
Xhs	Sub-adult	Female	8	43	1.2	13.3	0.33
Sk	Sub-adult	Female	7	31	0.1	11.6	0.2
Sb	Sub-adult	Female	11	64	3	21.2	0.17
MEAN			9.7	62.0	2.13	17.6	0.28
SD			3.1	19.5	2.2	6.3	0.11
Minimum			4	27	0	6.1	0.13
Maximum			17	121	9.3	36	0.64

*标记哺乳雌性。Individuals with asterisk are those lactating females.

体更可能影响分离聚合的现象。表 3 数据表明，金丝猴群内成年雌性明显比成年雄性的中心度更高，尤其是哺乳雌性的中间中心度平均值较高（Zhang et al, 2012）。由此可以推论，这些哺乳雌性周围频繁出现共同照顾新生幼仔等亲密行为，同时也更有可能增加寄生虫等疾病传播的风险。

特征向量中心度（eigenvector centrality coefficient）是另一个重要的中心度测量方法，描述一个行动者在多大程度上居于其他两个行动者之间，是一种资源控制能力指数。其计算公式为：

$$ci=\frac{1}{\lambda}\sum_{j=1}^{N}w_{ij}c_j,$$

c_i 为 W 矩阵中个体的中心度，j 为 W 矩阵中与 i 相关联的个体，j=1,…N, c_i 的特征向量中心度为：

$$c_i^n=\sqrt{2}\frac{c_i}{(\sum_{i-1}^{N}c_i^2)^{1/2}}$$

特征向量中心度的取值范围为 0 和 1 之间。在关系网络中，如果一个个体和其他个体高度联系或者与那些中心度高的个体相连结，那么此个体的特征向量中心度就会较高。简单来说，假设甲和乙有相同数量的朋友（节点程度一样），但是他们交往的个体不同，甲的朋友都是中心度较高的“明星”个体，而乙的朋友都是中心度较低的“平民”个体，那么甲和乙在社会网中的影响力会不同，即其特征向量中心度赋值会不同。该中心度不仅计算连结的权重与方向参数，也表明个体在网络整体中的影响力，对理解个体在网络中的作用非常重要。例如 Sueur & Petit（2008）就利用此参数研究猕猴和汤基猕猴（*M. tonkeana*）的群体移动规律，发现雄性的特征向量中心度越高对决定群体移动方向的影响力越大。Ramose-Fernandez et al（2009）发现蛛猴（*Ateles geoffroyi*）群内年轻雄性中心度明显高于其他年龄性别组，是连结雄性和雌性社会关系的核心。类似的，由图 1 和表 3 可以看出，金丝猴群内繁殖单元间的联系较少，但是有些雌性可能出现在与其他单元个体交往的现象，在联系不同繁殖单元间起着桥梁作用，具有相对较高的中心度（Zhang et al, 2012）。由此可以推论，这些雌性在繁殖单元间的信息传递、调节移动方向等方面有着重要的作用，对这些个体的深入观察研究，有利于了解金丝猴繁殖单元间聚合−分离的稳定机制。

除上述两个中心度之外，一般还有两种常用的网络中心度：亲密中心度（closeness centrality）和局部中心度（local centrality）。亲密中心度与中间性中心度相反，考虑的是在多大程度上某行动者不受其他行动者的控制的程度。而局部中心度描述的是行动者的局部中心指数，用于测量网络中的行动者的自身交互能力。

2.2 分析社会群内的派系

除了上述个体中心度对网络的影响以外，动物的性别、年龄、亲属关系等属性将极大地影响个体间的互动模式。处于同一类别的个体间互动频率会明显增加，出现分群或派系。我们把测量群内形成小集团化（cliquishness）的方法称为中间测量方法，因为这些方法描述的是超越单个个体之外的关系。

聚类系数（clustering coefficient）通过焦点个体附近个体间关系密度（节点程度），测量局域网络的聚集程度。聚类系数赋值为 0，说明邻近个体之间互不联系；赋值为1，说明焦点个体周围个体间联系充分。群内不均说明群内出现小集团化，群体网络稳定性低，某个关键个体的消失或死亡可能导致群体的破碎化甚至彻底分裂。此系数在动物行为学研究中具有广阔的使用价值。例如，Lehmann & Boesch（2009）使用半加权指数和聚类系数分析了10年间黑猩猩雌性社会关系的变化。Flack et al（2006）利用此测量参数研究豚尾猕猴（*M. nemestrina*）的种群稳定性，实验将具有高聚类系数的个体从群内移除，结果导致群体内个体间打斗行为增多，理毛行为减少，说明这些个体在群内冲突管理和维持社会关系稳定性方面有重要作用。Wittemyer et al（2005）运用该参数发现象群中具有多个层次的亚群，各层次亚群分化明显受食物等环境压力影响。我们用此系数发现川金丝猴群内的个体差异不大，说明群内没有明显的中心领导个体（Zhang et al, 2012）；进一步采用层序聚类分析（hierarchical cluster analysis）和 SOCPROG 2.4软件，可以描绘个体关系的树状图（图2）。该图表明金丝猴群内具有多个分层网络，左边的大分支代表不同一雄多雌繁殖单元，而右边的小分支代表繁殖单元内的不同亲密关系层次，最亲密的可能是母女、姐妹或配偶等关系。此外，Lusseau & Newman（2004）和 Wolf et al（2007）分别运用模块法（modularity methods）分析群内的派系，可以按照年龄组、性别组或家系对各派系进行多维排列。

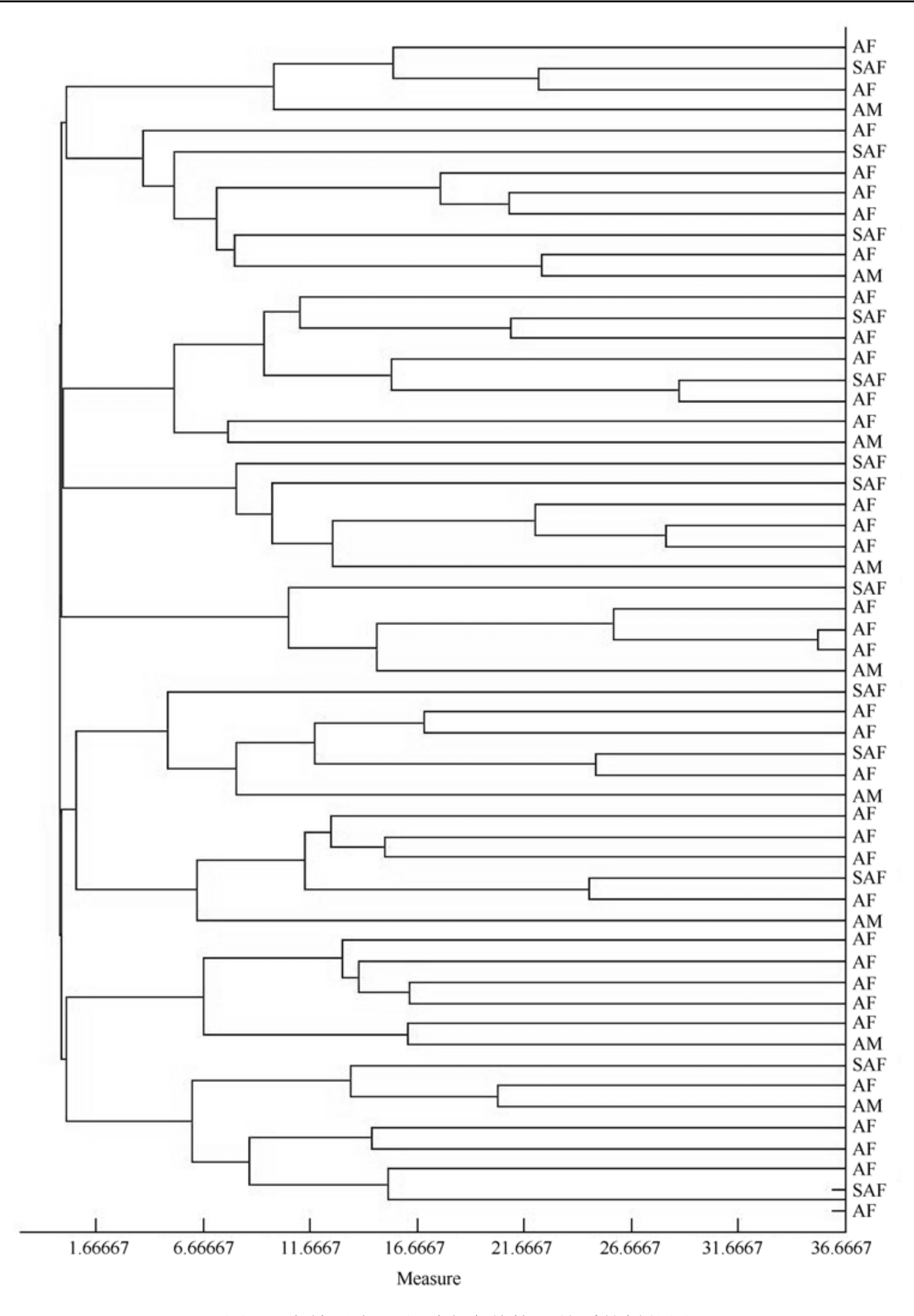


图 2　秦岭川金丝猴群内个体接近关系的树状图

Figure 2　Dendrogram of proximity associations between individuals in a band of *Rhinopithecus roxellana* inhabiting the Qinling Mountains, China

采用 SCOPROG 2.4 制图。AM：成年雄性；AF：成年雌性：SAF：亚成体雌性。树状图分析详见 Whitehead（2009）。

The dendrogram was created in SCOPROG 2.4. Labels on the right axis represent adult males (AM), adult females (AF), and subadult females (SAF). See Whitehead（2009）, for details concerning the generation of this figure.

另一个用到关系网络方法的中间分析就是分析个体间的互动是对称的（symmetrical）还是非对称的（asymmetrical）。对称性测量方法是一种总体关系的测量方法，只应用于具有方向性的关系网络。通过对称性研究我们可以探讨诸如灵长类个体相互理毛是否寻求回报等问题，例如 Thierry et al（2004）研究了猕猴属不同种类的理毛行为互惠性，发现一个专制种类（猕猴和日本

猴）的互惠性明显低于等级关系相对平等物种的（阿萨姆猴、熊猴）。

2.3 分析整体网络

群体性测量方法关注整体的群体，尤其适用于对群体间信息传递和疾病传播等研究。群体密度（group density）是关系网内观察到的连结除以所有可能的连结。在无向图中，密度计算公式为 Density=2*n*/[*N*×（*N*−1）]。*n* 是实际连结数，*N* 为网络中所有行动者的数量。而在有向图中，最多可能连结数为 *N*×（*N*−1），所以有向图的密度计算公式为 Density=*n*/[*N*×（*N*−1）]。密度显示了网络中的相互连结程度，群体密度越大，则该群体就越稳定、越有凝聚力。直径（diameter）也是测量群体凝聚的好方法，指群体内最长的路径长度。直径越短，群体内部凝聚力越强，相应的，内部之间信息或疾病等传播越快。值得注意的是，计算群体密度和直径需要使用未加权的矩阵数据（或可以用 SOCPROG 软件和 Ucinet 中的 netDraw 将加权数据转换为未加权数据后再进行计算）。此外，群内个体参数的平均值、最大最小值等统计数据也可以体现群体的特性，例如平均聚类系数（mean clustering coefficient）和平均节点程度（mean node degree）可以反映一个群体的稳定性和凝聚力。例如 Naug（2008）发现意蜂群内的聚类系数越低，意味着群内关系稳定，越容易传播信息和疾病。

2.4 对 SNA 参数的比较分析

比较分析是行为生态学者比较常用的方法。SNA 提供的量化数据非常有利于进行不同维度的比较，包括：（1）比较同一关系网络中的不同参数，例如 King et al（2008）比较草原狒狒（*Papio ursinus*）的 3 个关系网络（取食、理毛和血缘），发现取食网络与理毛网络相关，而与血缘网络不相关，可能因为理毛行为可以提高个体间容忍度；（2）比较不同时间段的数据，例如 Hansen et al（2009）曾对被捕捉的水獭（*Lontra canadensis*）之间的社会互动进行了维持 10 个月的调查，发现它们之间的社会互动的力度越来越弱；（3）比较同一物种的不同群体，例如 Kasper & Voelki（2009）比较了 30 种灵长类中 70 个群内的社会网络，证实了灵长类社会结构的高度多样性。

需要注意的是，SNA 的基础假设是研究群具有相对稳定的社会关系。但是，实际研究中很多因素会影响社会关系，例如动物的移动能力、栖息地情况和资源分布情况等。长时间记录和比较不同时期社会网络变化有利于减少这方面的偏差（Hansen et al, 2009; Wittemyer et al, 2005）。此外，行为记录中可能出现个体组成变化或人为因素导致数据损失。SNA 各参数对这种数据变化的反应程度不同，其中节点程度和群体密度等参数非常容易受个体组成变化的影响，而中间性中心度、亲密中心度和直径等参数受影响的程度较小。

3 SNA 的应用前景

3.1 性行为与性选择

性行为与性选择是行为生态学的重要内容。雄性的繁殖成功度取决于配偶的数量和对配偶性行为的垄断程度。如果雄性无法阻止其配偶与其他雄性接触，就会增加精子竞争程度和增加配偶外繁殖的比例（Wilson，1975）。在繁殖行为的网络矩阵中，如果雄性与雌性节点度数呈正相关，那么雄性垄断雌性的可能性低。雄性需要：（1）频繁地交配（增加交配行为的节点度数）。例如猕猴属中，多雄多雌种类比一雄多雌种类有更频繁的交配行为和更长的交配时间（Thierry et al, 2004）。（2）阻止其他雄性靠近（增加对外来雄性的攻击度数），增加垄断配偶的程度（增加与配偶的靠近度数）。例如大猩猩等雄性保卫领地，守在配偶附近，而对其他雄性的排他性很强（Yamagiwa, 2011）。SNA 也可以通过分析雄性−雄性竞争网络、雄性−雌性靠近网络各项参数，验证影响雄性繁殖成功的因素。例如，McDonald（2007）运用 SNA 分析了长尾侏儒鸟（*Chiroxiphia linearis*）的交配行为，发现雄性繁殖成功度与其目前的社会地位关系不大，而与其几年前雄性社交网络的中心度明显相关，也就是说雄性年轻时在不同求偶场间相互合作，将有助于其成年后提高社会地位和获得繁殖成功。

除了雄性性行为以外，近年研究表明群内雌性选择雄性的倾向不同（Morris et al，2003）。目前虽然仍缺乏对雌性性行为网络的研究，不过可以推论，如果雌性的节点度数较高（频繁与不同雄性接触）或中心度较高（频繁与不同网络层次的雄性接触），就更有可能遇到高质量的雄性，所以这类雌性会更加挑剔选择配偶。在同样大小的两个群中，群内个体相互交往越频繁（平均节点度数较高），雌性对配偶越挑剔。SNA 可以为这两个假设提供量化数据。

3.2　互惠与合作

借助 SNA 的量化参数和互惠与单向性检验（test of reciprocity/unidirectionlity, Hemelrijk, 1990），可以验证利他行为的相关假设。例如，对人类（Louis et al, 2007）和猕猴（Berman et al, 1997）的相互利他研究表明，随着群内成员数量增加，不合作者更容易骗取合作者的利益，阻止了相互利他行为的发展，导致相互利他行为减少。Watts & Strogatz（1998）运用六度分离理论，将这一现象放大到更大的人类社会中，验证表明在巨大群体内会形成一些较为稳定的小分群结构（e.g. 低节点度数，高聚类系数），相互熟悉的分群成员之间更容易防止不合作者的欺骗行为，有利于维持相互利他行为。这一理论也适合于孔雀鱼的利他行为网络（Croft et al，2006）。

3.3　信息流动与疾病传播

SNA 对人类社会研究的一个主要贡献是分析信息和疾病等的传播途径（Gould & Fernandez, 1989）。SNA 可以：（1）量化社会网络结构对信息流动的影响；（2）量化个体在网络中的位置和对信息传递的影响；（3）量化个体参数和网络参数的相关性，以及这两个参数对信息流动的影响。而 SNA 在动物学中的相关研究则刚刚起步，包括对鸟类鸣叫的学习过程（Beecher et al，2007）；鸟类通讯行为（Valone，2007）、新行为的传播（Ottoni et al，2005）和野生动物疾病传播（reviewed by Krause et al，2007; Wey et al，2008）等。疾病传播的网络建设在野生动物保护方面有重要的应用意义。此外，在饲养种群中，群内成员组成经常受到人为变动。SNA 有助于分析饲养动物群内的社会关系变化和稳定性，例如 McCowan et al（2008）将 SNA 用于黑猩猩（*Pan troglodytes*）的饲养管理；Leonardi et al（2010）将 SNA 用于监测卷尾猴（*Cebus apella*）和松鼠猴（*Saimiri sciureus*）的饲养种群在改变生活场地后的社会关系变动。

3.4　定义一个社会群结构

什么是一个群体（group）。动物学者一般把靠近在一起，频繁具有理毛、通讯等积极交往的个体群定义为一个群体，群内成员通常在某一空间中的活动具有较强的同时性（synchrony）。这一定义比较适合于具有稳定关系的社会性种类（如猕猴等），但是对于社会性低的种类，例如猩猩倾向于独居生活，个体间即使相互靠近也很少出现社会交往，就很难定义什么是社会群（Zhang et al，2012）。在定义一个群的时候，如果包含个体太少会导致关系网络的不完整，而包含个体太多则容易导致关系网络的分散化和碎片化。即实际可能是几个联系松散群（Lusseau, 2006）。在行为学观察中，可以收集个体间相互互动的数据，运用聚类分析方法，分析不同的关系级别，进而分析一些影响群体构成的社会性、生态性因素。

社会关系如何影响个体适应性，这个问题的解释至今尚不明确。在人类社会中，个体所处的社会网络会影响其健康等适应性（Friedman & Aral, 2001）。在动物群内，中心度高的个体（频繁参与社会行为），可能会有较高的繁殖成功度，但也可能面临更多被传染疾病、寄生虫的风险。SNA 可以分析个体的网络参数与适应性（繁殖成功度、获得疾病可能性等）的关系，验证社会行为的适应性意义。此外，不但个体行为影响关系网络，关系网络反过来也可影响个体行为。比如 Silk et al（2009）曾发现拥有更多关系的雌性狒狒（高中心度）比拥有较少关系的雌性狒狒养育更多的后代。

3.5　分析中心个体

个体在群体中有不同的作用。如何判定社会关系网的中心个体。传统上，研究者会把等级最高的个体视为群中最具中心性的个体，因为这些个体在攻击或合作等互动行为中占据最重要位置（Flack et al, 2005; Lusseau & Newman, 2004）。然而这种看法却忽略了一些对群体稳定性具有连结作用的个体的重要性。例如图 1 中，一些雌性金丝猴不仅与自己的繁殖单元保持联系，也在单元之间联系中起到桥梁作用。这类个体的节点程度未必很高，但却具有最高的聚类系数（表 3）。由此看出，中心度可以从两个方面理解：一是连结两个亚群、维护群体凝聚的个体；二是维护群体稳定、进行冲突管理的个体。每个个体在群内会有不同的社会角色，具有不同的中心度排列（Flack et al, 2006; Lusseau &Newman, 2004）。SNA 可以提供分析社会复杂关系的量化数据，但是至于选取哪种中心度标准则取决于研究者的研究目的。

3.6　社会关系网络的稳定性研究

群体水平的特征也是社会生态学中关注的主要问题。在相似的成员数量和生活环境下，为什么一个群体比另一个群体更稳定。在此问题上社会关系网络分析方法再次显示出了强大的作用。例如，

Wittemyer et al（2005）分析了 4 年内非洲象群间的社会关系，发现群间关系明显受降雨等生态因素的影响。此外，我们可以通过观察群体内某个个体突然死亡后关系网络的变化来研究群体内部的性质，也可以通过理论上的假设移除某个个体，来虚拟探测群体的性质（van Horn et al, 2007）。在其他情况大致相同的前提下比较不同的群体性质，也可以探究不同群体性质对群体稳定性的影响程度。当然，上述虚拟实验、比较研究都很难做到真正精确的程度，因此想要真正探究社会关系网络稳定的原因，需要长时间的多维度比较研究。

4 结 论

作为一种新技术，SNA 的应用潜力引起了人们越来越多的兴趣。传统的行为生态学研究大都集中在对配对个体间关系的观察和分析上。而 SNA 可以让我们以全局视野理解一个群体，从两方关系、三方关系、个体与群体间关系、到动态网络模型等角度进行研究，为验证性行为与性选择理论、互惠与合作理论、信息流动与疾病传播理论、个体策略与种群选择理论、界定一个群、预测社会关系网络稳定性等行为生态学领域提供量化根据。SNA 在其他生物学领域也得到了很好的应用，例如基因或蛋白质网络结构（Lee et al, 2002）；神经网络（Humphries et al, 2006; Laughlin & Sejnowski, 2003）；有机体个体间的相互作用（McCowan et al, 2008），不同种间的相互作用（Dunne et al, 2002; Oliveira et al, 1998）等方面的研究。SNA 不仅仅是一套技术、而是一种关于关系网的方法论。它阐述世界的整体性，即每一个个体都不是独立的，而是通过信息、行为、空间分布、生态因素等连结共生的。这种视角恰恰体现了新世纪学术思潮的转变，即从实体论走向关系论。将这一方法论引入行为生态学将扩展研究视角，将为解释该领域的假说和理论提供契机。

致谢:中山大学人类学系和生命科学学院的各位同事为本文提供了跨学科思路。一并深表谢忱。

参考文献:

Barnes JA. 1954. Class and committees in a Norwegian island parish. *Human Relations,* **7**(1): 39-58.

Beecher MD, Burt JM, O’Loghlen AL, Templeton CN, Campbell SE. 2007. Bird song learning in an eavesdropping context. *Animal Behaviour,* **73**(6): 929-935.

Berman CM, Rasmussen KLR, Suomi SJ. 1997. Group size, infant development and social networks in free-ranging rhesus monkeys. *Animal Behaviour,* **53**(2): 405-421.

Bhadra A, Jordánb F, Sumana A, Deshpande SA, Gadagkar R. 2009. A comparative social network analysis of wasp colonies and classrooms: Linking network structure to functioning. *Ecological Complexity,* **6**(1): 48-55.

Borgatti SP, Everett M, Freeman L. 2002. Ucinet 6. 0 for Windows. Software for social network analysis Online publication http://www.analytictech.com/ucinet.

Borgatti SP, Mehra A, Brass DJ, Labianca G. 2009. Network analysis in the social sciences. *Science,* **323**(5916): 892-895.

Cheney DL. 1978a. Interactions of immature male and female baboons with adult females. *Animal Behaviour,* **26**: 389-408.

Cheney DL. 1978b. The play partners of immature baboons. *Animal Behaviour,* **26**: 1038-1050.

Chepko-Sade BD, Reitz KP, Sade DS. 1989. Sociometrics of *Macaca mulatta* IV: network analysis of social structure of a pre-fission group. *Social Networks,* **11**(3): 293-314.

Chepko-Sade BD, Sade DS. 1979. Patterns of group splitting within matrilineal kinship groups. *Behavioral Ecology and Sociobiology,* **5**(1): 67-86.

Ciani F, Dall'Olio S, Stanyon R, Palagi E. 2012. Social tolerance and adult play in macaque societies: a comparison with different human cultures. *Animal Behaviour,* **84**(6): 1313-1322.

Clark FE. 2011. Space to choose: network analysis of social preferences in a captive chimpanzees community, and implications for management. *American Journal of Primatology,* **73**(8): 748-757.

Corner LAL, Pfeiffer DU, Morris RS. 2003. Social-network analysis of *Mycobacterium bovis* transmission among captive brushtail possums (*Trichosurus vulpecula*). *Preventive Veterinary Medicine,* **59**(3): 147-167.

Croft DP, James R, Thomas P, Hathaway C, Mawdsley D, Laland KN, Krause J. 2006. Social structure and co-operative interactions in a wild population of guppies (*Poecilia reticulata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology,* **59**(5): 644-650.

Croft DP, James R, Ward AJW, Botham MS, Mawdsley D, Krause J. 2005. Assortative interactions and social networks in fish. *Oecologia,* **143**(2): 211-219.

Cross PC, Lloyd-Smith JO, Bowers JA, Hay CT, Hofmeyr M, Getz WM. 2004. Integrating association data and disease dynamics in a social ungulate: bovine tuberculosis in African buffalo in the Kruger National Park. *Annales Zoologici Fennici,* **41**(6): 879-892.

de Nooy W, Mrvar A, Batagelj V. 2005. Exploratory Social Network Analysis with Pajek. Cambridge: Cambridge University Press.

de Vries H, Netto WJ, Hanegraaf PLH. 1993. MatMan: a program for the analysis of sociometric matrices and behavioural transition matrices. *Behaviour,* **125**(3): 157-175.

Dow MM, de Waal FBM. 1989. Assignment methods for the analysis of network subgroup interactions. *Social Networks,* **11**(3): 237-255.

Dufour V, Sueur C, Whiten A, Buchanan-Smith HM. 2011. The impact of moving to a novel environment on social networks, activity and wellbeing in two new world primates. *American Journal of Primatology,* **73**(8): 802-811.

Dunne JA, Williams RJ, Martinez ND. 2002. Food-web structure and network theory: the role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Sciences of Sciences of the United States of America,* **99**(20): 12917-12922.

Durrell JL, Sneddon IA, O'Connell NE, Whitehead H. 2004. Do pigs form preferential associations? *Applied Animal Behaviour Science,* **89**(1-2): 41-52.

Edenbrow M, Darden SK, Ramnarine IW, Evans JP, James R, Croft DP. 2011. Environmental effects on social interaction networks and male reproductive behaviour in guppies, *Poecilia reticulata*. *Animal Behaviour,* **81**(3): 551-558.

Fairbanks LA. 1980. Relationships among adult females in captive vervet monkeys: testing a model of rank-related attractiveness. *Animal Behaviour* **28**:853–859.

Fewell JH. 2003. Social insect networks. *Science,* **301**(5641): 1867-1870.

Fischhoff IR, Dushoff J, Sundaresan SR, Cordingley JE, Rubenstein DI. 2009. Reproductive status influences group size and persistence of bonds in male plains zebra (*Equus burchelli*). *Behavioral Ecology and Sociobiology,* **63**(7): 1035-1043.

Flack JC, de Waal FBM, Krakauer DC. 2005. Social structure, robustness, and policing cost in a cognitively sophisticated species. *The American Naturalist,* **165**(5): 126-139.

Flack JC, Girvan M, de Waal FBM, Krakauer DC. 2006. Policing stabilizes construction of social niches in primates. *Nature,* **439**(7075): 426-429.

Franz M, Nunn CL. 2009. Network-based diffusion analysis: a new method for detecting social learning. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences,* **276**(1663): 1829-1836.

Friedman SR, Aral S. 2001. Social networks, risk-potential networks, health, and disease. *Journal of Urban Health: Bulletin of the New York Academy of Medicine,* **78**(3): 411-418.

Godfrey SS, Bull CM, James R, Murray K. 2009. Network structure and parasite transmission in a group living lizard, the gidgee skink, *Egernia stokesii*. *Behavioral Ecology and Sociobiology,* **63**(7): 1045-1056.

Gould RV, Fernandez RM. 1989. Structures of mediation: a formal approach to brokerage in transaction networks. *Sociological Methodology,* **19**: 89-126.

Hanby JP. 1980. Relationships in six groups of rhesus monkeys. II: Dyads. *American Journal of Physical Anthropology* **52**: 565–575.

Hansen H, McDonald DB, Groves P, Maier JAK, Ben-David M. 2009. Social networks and the formation and maintenance of river otter groups. *Ethology,* **115**(4): 384-396.

Hemelrijk CK. 1990. Models of, and tests for, reciprocity, unidirectionality and other social interaction patterns at a group level. *Animal Behaviour,* **39**(6): 1013-1029.

Henzi SP, Lusseau D, Weingrill T, van Schaik CP, Barrett L. 2009. Cyclicity in the structure of female baboon social networks. *Behavioral Ecology and Sociobiology,* **63**(7): 1015-1021.

Humphries MD, Gurney K, Prescott TJ. 2006. The brainstem reticular formation is a small-world, not scale-free, network. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences,* **273**(1585): 503-511.

Jacobs A, Petit O. 2011. Social network modeling: a powerful tool for the study of group scale phenomena in primates. *American Journal of Primatology,* **73**(8): 741-747.

Kanngiesser P, Sueur C, Riedl K, Grossmann J, Call J. 2011. Grooming network cohesion and the role of individuals in a captive chimpanzee group. *American Journal of Primatology,* **73**(8): 758-767.

Kasper C, Voelki B. 2009. A social network analysis of primate groups. *Primates,* **50**(4): 343-356.

Keverne EB. 1992. Primate social relationships: their determinants and consequences. *Advances in the Study of Behavior* **21**:1–37.

King AJ, Douglas CMS, Huchard E, Isaac NJB, Cowlishaw G. 2008. Dominance and affiliation mediate despotism in a social primate. *Current Biology,* **18**(23): 1833-1838.

King AJ, Sueur C. 2011. Where next? Group coordination and collective decision making by primates. *International Journal of Primatology,* **32**(6): 1245-1267.

Klovdahl AS. 1985. Social networks and the spread of infectious diseases: the AIDS example. *Social Science & Medicine,* **21**(11): 1203-1216.

Knoke D, Yang S. 2008. Social Network Analysis. New York: Sage Publications, Inc.

Koyama NF. 2003. Matrilineal cohesion and social networks in *Macaca fuscata*. *International Journal of Primatology,* **24**(4): 797-811.

Krause J, Croft D, James R. 2007. Social network theory in the behavioural sciences: potential applications. *Behavioral Ecology and Sociobiology,* **62**(1): 15-27.

Kudo H, Dunbar RIM. 2001. Neocortex size and social network size in primates. *Animal Behaviour,* **62**(4): 711-722.

Laughlin SB, Sejnowski TJ. 2003. Communication in neuronal networks. *Science,* **301**(5641): 1870-1874.

Lee TL, Rinaldi NJ, Robert F, Odom DT, Bar-Joseph Z, Gerber GK, Hannett NM, Harbison CT, Thompson CM, Simon I, Zeitlinger J, Jennings EG, Murray HL, Gordon DB, Ren B, Wyrick JJ, Tagne JB, Volker TL, Fraenkel E, Gifford DK, Young RA. 2002. Transcriptional regulatory networks in *Saccharomyces cerevisiae*. *Science,* **298**(5594): 799-804.

Lehmann J, Ross C. 2011. Baboon (*Papio anubis*)social complexity-a network approach. *American Journal of Primatology,* **73**(8): 775-789.

Lehmann L, Boesch C. 2009. Sociality of the dispersing sex: the nature of social bonds in west African female chimpanzees, *Pan troglodytes*. *Animal Behaviour,* **77**(2): 377-387.

Leonardi R, Buchanan-Smith HM, Dufour V, MacDonald C, Whiten A. 2010. Living together: behavior and welfare in single and mixed species groups of capuchin (*Cebus apella*) and squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*).

American Journal of Primatology, **72**(1): 33-47.

Louis KS, Holdsworth JM, Anderson MS, Campbell EG. 2007. Becoming a scientist: the effects of work-group size and organizational climate. *The Journal of High Education,* **78**(3): 311-336.

Lusseau D, Conradt L. 2009. The emergence of unshared consensus decisions in bottlenose dolphins. *Behavioral Ecology and Sociobiology,* **63**(7): 1067-1077.

Lusseau D, Newman MEJ. 2004. Identifying the role that animal play in their social networks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences,* **271**(S6): S477-S481.

Lusseau D. 2003. The emergent properties of a dolphin social network. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Science,* **270**(S2): 186-188.

Lusseau D. 2006. Evidence for a social role in a dolphin social network. *Evolutionary Ecology,* **21**(3): 357-366.

MacIntosh AJJ, Jacobs A, Garcia C, Shimizu K, Mouri K, Huffman MA, Hernandez AD. 2012. Monkeys in the middle: parasite transmission through the social network of a wild primate. *PLoS ONE,* **7**(12): e51144.

Madden JR, Drewe JA, Pearce GP, Clutton-Brock TH. 2009. The social network structure of a wild meerkat population: 2. Intragroup interactions. *Behavioral Ecology and Sociobiology,* **64**(1): 81-95.

Madden JR, Drewe JA, Pearce GP, Clutton-Brock TH. 2011. The social network structure of a wild meerkat population: 3. Position of individuals within networks. *Behavioral Ecology and Sociobiology,* **65**(10): 1857-1871.

Manno TG. 2008. Social networking in the Columbian ground squirrel, *Spermophilus columbianus*. *Animal Behaviour,* **75**(4): 1221-1228.

Matsuda I, Zhang P, Swedell L, Mori U, Tuuga A, Bernard H, Sueur C. 2012. Comparisons of intraunit relationships in nonhuman primates living in multilevel social systems. *International Journal of Primatology,* **33**(5): 1038-1053.

McCowan B, Anderson K, Heagarty A, Cameron A. 2008. Utility of social network analysis for primate behavioral management and well-being. *Applied Animal Behaviour Science,* **109**(2-4): 396-405.

McDonald DB. 2007. Predicting fate from early connectivity in a social network. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,* **104**(26): 10910-10914.

Mitani M. 1986. Voiceprint identification and its application to sociological studies of wild Japanese monkeys (*Macaca fuscata yakui*). *Primates* **27**: 397–412.

Morrell LJ, Croft DP, Dyer JR, Chapman BB, Kelley JL, Laland KN, Krause J. 2008. Association patterns and foraging behaviour in natural and artificial guppy shoals. *Animal Behaviour,* **76**(3): 855-864.

Morris MR, Nicoletto PF, Hesselman E. 2003. A polymorphism in female preference for a polymorphic male trait in the swordtail fish *Xiphophorus cortezi*. *Animal Behaviour,* **65**(1): 45-52.

Nakagawa N. 1992. Distribution of affiliative behaviors among adult females within a group of wild patas monkeys in a nonmating, nonbirth season. *International Journal of Primatology* **13**: 73–96.

Naug D. 2008. Structure of the social network and its influence on transmission dynamics in a honeybee colony. *Behavioral Ecology and Sociobiology,* **62**(11): 1719-1725

Newman MEJ. 2003. The structure and function of complex networks. *Siam Review,* **45**(2): 167-256.

Oliveira RF, McGregor PK, Latruffe C. 1998. Know thine enemy: fighting fish gather information from observing conspecific interactions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences,* **265**(1401): 1045-1049.

Ottoni EB, de Resende BD, Izar P. 2005. Watching the best nutcrackers: what capuchin monkeys (*Cebus paella*) know about other's tool-using skills. *Animal Cognition,* **8**(4): 215-219.

Pearl MC, Schulman RS. 1983. Techniques for the analysis of social structure in animal societies. *Advances in the Study of Behavior* **13**: 107–146.

Potterat JJ, Muth SQ, Rothenberg RB, Zimmerman-Rogers H, Green DL, Taylor JE, Bonney MS, White HA. 2002. Sexual network structure as an indicator of epidemic phase. *Sex Transmitted Infection,* **78**(S1): 152-158.

Ramos-Fernandez G, Boyer D, Aureli F, Vick LG. 2009. Association networks in spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Behavioral Ecology and Sociobiology,* **63**(7): 999-1013.

Sade DS. 1965. Some aspects of parent-offspring and sibling relations in a group of rhesus monkeys, with a discussion of grooming. *American Journal of Physical Anthropology,* **23**: 1–17.

Sade DS. 1989. Sociometrics of *Macaca mulatta* III: n-path centrality in grooming networks. *Social Networks,* **11**(3): 273-292.

Sade SD. 1972. Sociometrics of *Macaca mulatta* I. Linkages and cliques in grooming matrices. *Folia Primatology* **18**: 196–223

Schel AM, Rawlings B, Claidiere N, Wilke C, Wathan J, Richardson J, Pearson S, Herrelko ES, Whiten A, Slocombe K. 2013. Network analysis of social changes in a captive chimpanzee community following the successful integration of two adult groups. *American Journal of Primatology,* **75**(3): 254-266.

Seyfarth RM. 1976. Social relationships among adult female baboons. *Animal Behaviour* **24**: 917–938.

Seyfarth RM. 1980. The distribution of grooming and related behaviours among adult female vervet monkeys. *Animal Behaviour* **28**: 798–813.

Sih A, Hanser SF, McHugh KA. 2009. Social network theory new insights and issues for behavioral ecologists. *Behavioral Ecology and Sociobiology,* **63**(7): 975-988.

Silk JB, Beehner JC, Bergman TJ, Crockford C, Engh AL, Moscovice LR, Wittig RM, Seyfarth RM, Cheney DL. 2009. The benefits of social capital: close social bonds among female baboons enhance offspring survival. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Science,* **276**(1670): 3099-3104.

Stanley CR, Dunbar RIM. 2013. Consistent social structure and optimal clique size revealed by social network analysis of feral goats, *Capra hircus*. *Animal Behaviour,* **85**(4): 771-779.

Sueur C, Petit O, Deneubourg J. 2010. Short-term group fission processes in macaques: a social networking approach. *Journal of Experimental Biology,* **213**(8): 1338-1346.

Sueur C, Petit O. 2008. Organization of group members at departure is driven by social structure in *Macaca*. *International Journal of Primatology,* **29**(4): 1085-1098.

Sundaresan SR, Fischhoff IR, Dushoff J, Rubenstein DI. 2007. Network metrics reveal differences in social organization between two fission–fusion

species, Grevy's zebra and onager. *Oecologia,* **151**(6): 140-149.

Thierry B, Singh M, Kaumanns W. 2004. Macaque Societies: A model for the study of social organization. Cambridge: Cambridge University Press.

Valone TJ. 2007. From eavesdropping on performance to copying the behavior of others: a review of public information use. *Behavioral Ecology and Sociobiology,* **62**(1): 1-14.

Van Horn RC, Buchan JC, Altmann J, Alberts SC. 2007. Divided destinies: group choice by female savannah baboons during social group fission. *Behavioral Ecology and Sociobiology,* **61**(12): 1823-1837.

Voelkl B, Kasper C. 2009. Social structure of primate interaction networks facilitates the emergence of cooperation. *Biology Letters,* **5**(4): 462-464.

Voelkl B, Noë R. 2008. The influence of social structure on the propagation of social information in artificial primate groups: a graph-based simulation approach. *Journal of Theoretical Biology,* **252**(1): 77-86.

Watts DJ, Strogatz SH. 1998. Collective dynamics of 'small-world' networks. *Nature,* **393**(6684): 440-442.

Watts DJ. 2003. Six degrees: the science of a connected Age. New York: W. W. Norton.

Webb CR. 2005. Farm animal networks: unraveling the contact structure of the British sheep population. *Preventive Veterinary Medicine,* **68**(1): 3-17.

Wey T, Blumstein DT, Shen W, Jordan F. 2008. Social network analysis of animal behaviour: a promising tool for the study of sociality. *Animal Behaviour,* **75**(2): 333-344.

Whitehead H. 2009. SOCPROG programs: analysing animal social structures. *Behavioral Ecology and Sociobiology,* **63**(5): 765-778.

Wilson EO. 1975. The Sociobiology. Harvard: Harvard University Press.

Wittemyer G, Douglas-Hamilton I, Getz WM. 2005. The socioecology of elephants: analysis of the processes creating multitiered social structures. *Animal Behaviour,* **69**(6): 1357-1371.

Wolf JB, Mawdsley D, Trillmich F, James R. 2007. Social structure in a colonial mammal: unravelling hidden structural layers and their foundations by network analysis. *Animal Behaviour,* **74**(5): 1293-1302.

Yamagiwa J, Basabose AK, Kahekwa J, Bikaba D, Ando C, Matsubara M, Iwasaki N, Sprague DS. 2011. Long-term research on Grauer's gorillas in Kahuzi-Biega National Park, DRC: life history, foraging strategies, and ecological differentiation from sympatric chimpanzees. *In*: Kappeler PM, Watts DP. Long-Term Field Studies of Primates. New York: Springer, 385-412.

Zhang P, Li BG, Qi XG, MacIntosh AJJ, Watanabe K. 2012. A proximity-based social network of a group of Sichuan snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*). *International Journal of Primatology,* **33**(5): 1081-1095.

Zhang P, Li BG, Wada K, Tan CL, Watanabe K. 2003. Social structure of a group of Sichuan snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*)in the Qinling Mountains of China. *Acta Zoologica Sinica,* **49**(6): 727-735.

Zhang P, Watanabe K, Li BG, Qi XG. 2008. Dominance relationships among one-male units in a provisioned free-ranging band of the Sichuan snub-nosed monkeys(*Rhinopithecus roxellana*)in the Qinling Mountains, China. *American Journal of Primatology,* **70**(7): 634-641.

Zhang P. 2012. Monkeys, apes and humans: on the origin of human nature. Guangzhou: Sun Yat-sen University Press. [张鹏. 2012. 猿、猴、人：思考人类的本性. 广州: 中山大学出版社.]